UEBER EIN VON GYNAIKOTHRIPS DEVRIESII KARNY AUS EINER GALLMÜCKEN-GALLE GEBILDETES THYSANOPTERO-CECIDIUM

von

J. DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJNVAAN

und

W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN (Buitenzorg-Java).

Mit 9 Textfiguren.

1. Einleitung.

Mehrmals hat man versucht, Gallen sich über dasjenige Mass entwickeln zu lassen, das sie bei normalem Auswachsen erreichen können. Besonders Beyerinck hat solche Versuche mit mehreren Gallenarten angestellt, u.a. mit den *Pontania*-Gallen an Salix-Arten und mit der bekannten Gallmücken-Galle an Poa nemoralis. Eine Besprechung und Zusammenstellung dieser Experimente ist in Küster's Buch[1]) zu finden. Auch in seiner letzten Cecidologischen Notiz[2]) kommt dieser Autor nochmals auf dieses Thema zurück. Es gelang ihm, an Lindenblättern mit einseitigen Erineumrasen Haare an der gegenüberliegenden Seite der Blattoberfläche sich entwickeln zu lassen. Dazu lässt er die vergallten Blätter in geschlossenen Schalen auf Wasser treiben. Nur die Epidermiszellen der Blattoberseite, die oberhalb der Erineumrasen gelegen sind, entwickeln sich zu Intumeszenzen. Diese anderseitigen Epidermiszellen

[1]) E. Küster. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig. 1911. S. 305 u.f.

[2]) E. Küster. Cecidologische Notizen III. Goebel-Festschrift. Flora. Bd. 118 und 119. S. 339 u.f.

scheinen also von der Gallbildung an der gegenüberliegenden Seite so beeinflusst zu sein, dass sie zu Haaren auswachsen, was die normalen Epidermiszellen in dampfgesättigter Luft nicht tun können. Dies ist um so merkwürdiger, da in anderen Milben-Gallen die Epidermiszellen auf der, der infizierten Stelle gegenüberliegenden Seite normaliter zu Haaren auswachsen, u.a. bei den von *Eriophyes doctersi Nal.* an Cinnamomum Zeylanicum Breijn. gebildeten Gallen[1]. Bei dieser letzten Galle waren die Eigenschaften, die zur Haarbildung führen, von der Infektion an der Blattunterseite aktiviert worden, während sie bei den von Küster untersuchten Lindengallen semi-latent waren, d.h. die Entwicklung der Haare fing erst an, nachdem die Blätter in dampfgesättigte Luft gebracht waren. Wahrscheinlich ist dieser Unterschied nur scheinbar, da die Haarbildung der infizierten Lindenblätter an ausgebildeten Blättern entstand, während die Haarentwicklung bei den Cinnamomum-Gallen an ganz jungen, saftigen Blättern, die noch in den Knospen verborgen sind, in Erscheinung trat.

Bei den sogenannten Mischgallen[2] wandeln sich Teile einer Galle in die einer anderen Galle um und ausserdem können Gallen geändert werden unter Einfluss von Inquilinen und Parasiten. Küster[3] gibt in seinem Gallenbuch mehrere Beispiele dieser Art. Ich selbst beobachtete dieselbe Eigentümlichkeit in Australien. Typische einkammerige Cocciden-Gallen an Eucalyptus-Arten können ihre Form gänzlich ändern und mehrkammerig werden. Froggatt[4] beschreibt dergleichen Gallen. Eine lange, schlanke Apido-

[1]) W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Ueber die Entwicklung einiger Milben-Gallen. Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg. Série II. Vol. VIII. 1910. S. 127.

[2]) E. Küster. loc. cit. S. 317.

[3]) E. Küster. loc. cit. S. 318.

[4]) W. W. Froggatt. A descriptive catalogue of the scale-insects („Coccidae") of Australia. II. Science Bulletin No. 18 of the Departm. of Agriculture, New South Wales, S. 115. Fig. 76, 2 und 3.

morpha-Galle an den Zweigen von Eucalyptus wurde in unregelmässig ovale Gallen umgebildet unter Einfluss von Inquilinen, die zu den Hymenopteren gehören.[1]). Auch eine Cocciden-Galle an Casuarina wird auf diese Weise von Hymenopteren umgestaltet[2]).

Einen kurzen, aber sehr interessanten Beitrag zur Kenntnis von dergleichen Erscheinungen hat neuerdings Molliard[3]) geliefert. Er beschreibt anormal ausgebildete Gallen an den Blättern von Fagus sylvatica, die unter Einfluss eines sekundären Parasiten, *Secodes coactus Ratz.*, einer Chalcidide, aus den normalen von der Gallmücke *Mikiola fagi Hart.* gebildeten Gallen sich entwickeln. Die jungen Mikiola-Gallen werden von den Secodes-Wespen infiziert, die Gewebsarten und die Anzahl der Gewebsschichten bleiben unverändert bestehen, aber alle Zellen bleiben kleiner und ausserdem entwickeln sich an der Gallenspitze kleine, unregelmässig gestellte Zähnchen oder Höcker. Auch an den von Inquilinen bewohnten Kollari-Gallen hat Beyerinck[4]) etwas ähnliches beobachtet.

Dass sich aber eine Galle aus einer anderen Galle entwickelt, das ist unseres Wissens noch nicht bekannt. Eine Beschreibung einer solchen Galle und die Entwicklung derselben möchte vielleicht von Interesse sein. Es freut uns, mit diesem kleinen Beitrag zur Gallenkunde an der Ehrung unseres verehrten ehemaligen Lehrers teilnehmen zu können, der unser Interesse durch seine Vorträge über

[1]) W. Docters van Leeuwen. Some Australian Zoocecidia. Marcellia. Vol. XXI. Galle an Eucalyptus polyanthamos Schau. S. 152. No. 43.

[2]) W. Docters van Leeuwen. loc. cit. Galle an Casuarina distyla Vent. S. 141. No. 3. Fig. 2.

[3]) M. Molliard. Dimorphisme déterminé chez la Galle de Mikiola fagi Hart. par un parasite sécondaire. C. R. Ac. d. Sc. Paris. Tome 185. No. 16. Oct. 1926. S. 624.

[4]) M. W. Beyerinck. Beobacht. über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipiden-Gallen. Amsterdam. 1882. S. 141.

dieses Gebiet der Biologie und durch Exkursionen in der Umgebung von Amsterdam auf das Studium dieser so merkwürdigen Gebilde lenkte.

2. Die von der Gallmücke gebildete Galle.

Diese hübsche, kleine Galle entwickelt sich an den Stengeln und der Oberseite der Blätter von Elatostema

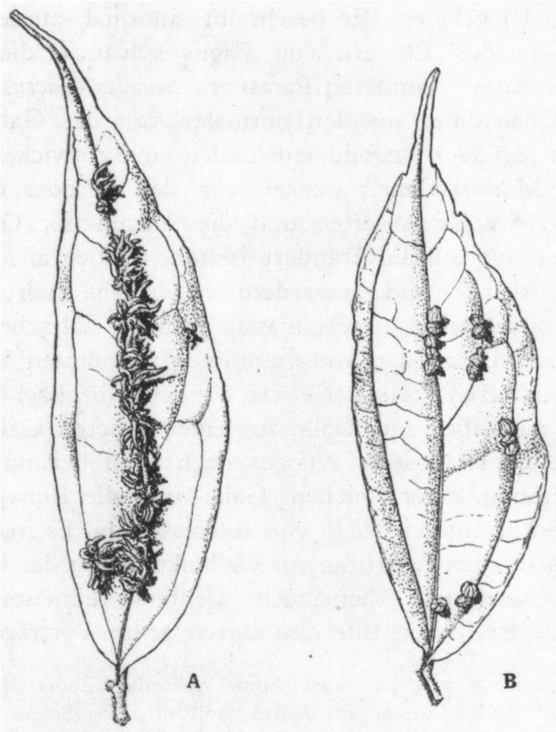


Fig. 1. A. Ein Blatt von Elatostema sesquifolium mit erwachsenen Thripsgallen. B. Idem mit erwachsenen Mücken-Gallen; nat. Grösse.

sesquifolium Hassk. Diese Elatostema-Art ist eine echte Schattenpflanze, welche in feuchten Schluchten und im Innern des Urwaldes in den javanischen Gebirgsgegenden

zwischen 800—1600 m. Höhe ü.d.M. oft dichte Vegetationen bildet. Die Pflanze ist ein oft reich verzweigtes Kraut, das bis zu 1½ m. hoch werden kann, meistens aber niedriger bleibt. Die Blätter sind schieflanceolat oder schiefobovat und endigen in einer langen Träufelspitze (Figuren 1 und 2). Die meist roten Stengel sind gewöhnlich mit kurzen Haaren bedeckt (Figur 5). Auch auf den Blättern befinden sich Haare; diese sind kurz, einzellig und der Blattfläche anliegend.

Wir kennen die Galle schon seit dem Jahre 1913, in welchem wir sie in den mit üppigem Pflanzenwuchs erfüllten Schluchten des Oengarang-Gebirges in Zentral-Java entdeckten. Sie wurde erst in 1918[1]) beschrieben, da wir über den wahren Sachverhalt nicht ins klare kommen konnten und den eigentlichen Gallenbildner anfangs nicht auffinden konnten. Merkwürdigerweise sind die in der, dieser Beschreibung beigefügten Figur abgebildeten Gallen nicht die echten Gallmücken-Gallen, sondern die uns damals noch unbekannten, von den Thripsen umgebildeten Cecidien. Später fanden wir dieselben Gallen in der Nähe des Laboratoriums unseres Gebirgsgartens in Tjibodas, wo die Wirts-Pflanze ausserordentlich häufig ist, und beschrieben die Galle nochmals 1926[2]), aber auch diese Beschreibung ist noch nicht ganz richtig. Erst 1926 und 1927 fanden wir, was in diesen merkwürdigen Gebilden verborgen war. An feuchten Stellen waren die Gallen, wenn auch nicht sehr häufig, zu finden und ausserdem verdanken wir dem Gärtner von Tjibodas, Herrn L. J. G. Bruggeman, der sich um das Sammeln von Gallen sehr verdient gemacht hat, schönes

[1]) W. u. J. Docters van Leeuwen-Reijnvaan. Einige Gallen aus Java. Achter Beitrag. Bull. d. Jard. bot. de Buitenzorg. Serie III. Vol. I. 1918. S. 37. Figur 355.

[2]) J. Docters van Leeuwen-Reijnvaan and W. M. Docters van Leeuwen. The Zoocecidia of the Netherlands East Indies. Batavia. 1926. S. 152. No. 302. Fig. 211.

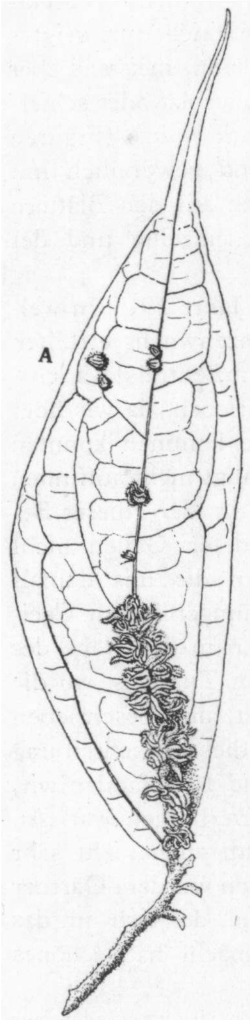


Fig. 2. Ein Blatt mit den Thrips-Gallen an der Basis, mit den Mücken-Gallen bei A; nat. Grösse.

Material, wofür wir ihm auch an dieser Stelle herzlich danken.

Die Gallen sind fast kugelrund oder mehr oder weniger oval und sitzen meistens in Reihen längs des Hauptnervs oder der stärkeren Seitennerven, oder in Reihen über einander an den Stengeln. Speziell die jungen, hübsch rotgefärbten Stengelgallen machen einen eigentümlichen Eindruck und brechen aus der Oberfläche hervor, wie die Blumen eines Arceuthobium.

Die Gallen sind ungefähr 3 mm. im Durchschnitt und bestehen aus drei Teilen: erstens aus einem kurzen, aber dünnen Stiel, womit sie an der infizierten Oberfläche befestigt sind; zweitens aus einem mehr oder weniger abgeflacht ovalen Basalteil und drittens aus einigen (5 bis mehr) Auswüchsen, die in den normalen Gallen oberhalb des mittleren Teiles zusammenkommen, und eng an einander schliessen. Die Oberfläche zeigt dann auch feine Längsstreifungen, den Trennungslinien zwischen diesen Auswüchsen entsprechend (Figur 1B und 2A). In der Jugend sind diese Auswüchse noch nicht an einander angeschmiegt und ähneln dann dem Tentakelkreise eines Hydroidpolypen. Die kleine, kugelrunde Larvenkammer liegt im Zentrum des zweiten

Teiles und enthält eine winzige Gallmücken-Larve (Figur' 8). Bei den Gallen, welche nicht von den Thripsen infiziert wurden, bleiben die obenbeschriebenen Teile bis zur

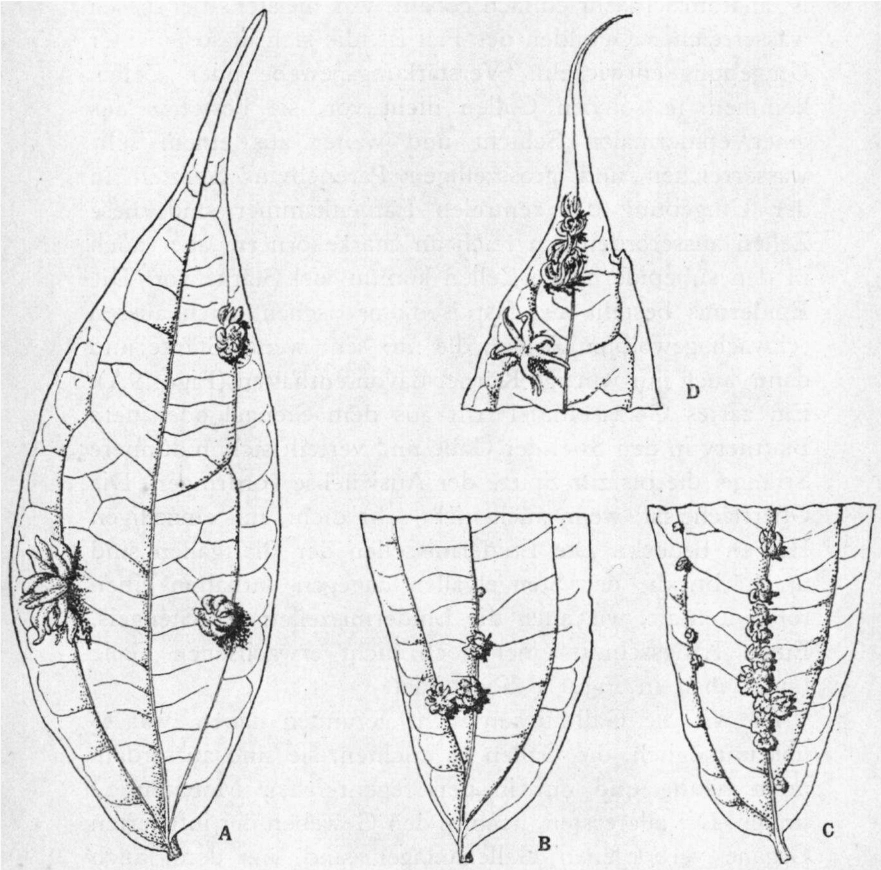


Fig. 3. Blatt und Blatt-Abschnitte mit Thrips-Gallen; nat. Grösse.

Reife in dieser Weise bestehen und das Gallentier entschlüpft durch ein Loch in der Spitze der Larvenkammer, die Nymphe bahnt sich durch die fest an einander schliessenden Enden der Auswüchse ihren Weg nach aussen.

Leider haben wir das Gallentier niemals züchten können, wir fanden nur einige vertrocknete, leere Puppenhäute, aus der Spitze der Galle herausragend. Die erwachsene Galle ist anatomisch sehr einfach gebaut, was meistens bei diesen wasserreichen Gebilden der Fall ist, die sich in so feuchter Umgebung entwickeln. Verstärkungsgewebe oder -Zellen kommen in solchen Gallen nicht vor; sie bestehen aus einer epidermalen Schicht und weiter aus einem sehr wasserreichen und grosszelligen Parenchym. Speziell in der Umgebung der zentralen Larvenkammer sind diese Zellen ausserordentlich reich an Stärkekörnern, aber auch in den subepidermalen Zellen kommt viel Stärke vor. Die Epidermis besteht aus fast isodiametrischen, nach aussen schwach gewölbten Zellen, die nur sehr wenig Stärke und dann auch nur winzige Körner davon enthalten (Figur 9A). Ein zartes Gefässbündel tritt aus dem Stengel oder dem Blattnerv in den Stiel der Galle und verteilt sich in dünnere Stränge, die bis zur Spitze der Auswüchse vordringen. Die Oberfläche ist, wenn auch nicht sehr dicht, mit einzelligen Haaren bedeckt. Die Epidermiszellen der Blattgallen sind ungefärbt, die der Stengelgallen dagegen enthalten einen roten Zellsaft, wie auch die Epidermiszellen des Stengels. Einen Längsschnitt einer noch nicht erwachsenen Galle findet man in Figur 8 abgebildet.

Da wir die Gallmücken nicht gefunden haben, war es uns unmöglich, die Gallen zu züchten, sie sind ausserdem nicht häufig und nur in den regenreichen Monaten zu finden. Die allerersten, noch in den Geweben der infizierten Organe verborgenen Gallenanlagen sind uns denn auch unbekannt. Wohl sammelten wir Material von Gallen, die gerade noch mit dem unbewaffneten Auge zu sehen waren.

Das Ei wird von der Gallmücke ohne Zweifel im Innern der Organe abgelegt, die Gallen brechen dann auch durch die Epidermis hindurch. In den allerjüngsten von uns gefundenen Stadien besteht die Galle aus einem kurzen basalen

Teil, der eine winzige Larvenkammer mit einer ganz jungen Larve enthält. Die Auswüchse sind noch nicht entwickelt (Fig. 7A). Die Gallenkammer steht durch einen englumigen Kanal mit der Aussenwelt in Verbindung, aber das Lumen schliesst sich bald.

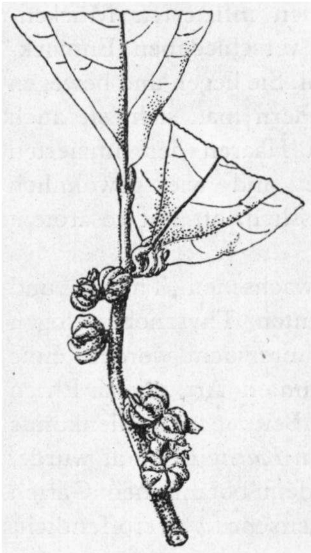


Fig. 4. Ein Stengel mit sehr grossen, fleischigen Thrips-Gallen; nat. Grösse.

Allmählig fangen die Auswüchse an sich zu entwickeln und wachsen dabei mehr oder weniger parallel der Blattspreite oder der Stengeloberfläche (Fig. 7B und C). Erst nachher beim Weiterwachsen biegen sie sich allmählig nach oben, bis sie einander an der Spitze berühren und nur eine kleine Höhlung zwischen den Spitzen der eigentlichen Galle und den Auswüchsen übrig bleibt. Bis zum Ausschlüpfen der Mücke bleibt die Galle unverändert, sie wächst nur etwas weiter aus.

Die von uns in unseren vorigen Beiträgen beschriebenen und abgebildeten Gallen waren keine normalen, sondern junge, von den Thripsen infizierte Cecidien.

3. Die Thrips-Gallen und ihre Verursacher.

Wir hatten die Thripse schon einige Male an den Gallmücken-Gallen beobachtet, ehe wir erkannten, dass sie die eigentümlichen Änderungen dieser Gallen verursachten, die wir für Alterserscheinungen hielten. Thripse sind aber sehr häufige Tiere und können überall vorkommen, aber als wir schliesslich nicht nur erwachsene Tiere, sondern auch Larven, ja selbst Eier in den Mücken-Gallen fanden,

wurde uns klar, dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den merkwürdigen Änderungen der Mücken-Gallen und den Thripsen bestehen muss. Die erwachsenen Tiere kamen nur vereinzelt in den infizierten Mücken-Gallen vor, die Larven in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien dagegen in grosser Zahl. Sie liegen und bewegen sich nicht nur in den Gallen, sondern man sieht sie auch an der Aussenseite zwischen den Haaren der infizierten Organe. Die erwachsenen Tiere sind wie gewöhnlich glänzend schwarz, die Larven weisslich, oft mit rosarotem Anflug.

Die von uns gesammelten, erwachsenen Thripse und die Larven sind von dem bekannten Thysanopterologen Dr. H. H. Karny in Buitenzorg untersucht worden. Eine Beschreibung dieser als neu erkannten Art, die zu Ehren des Mannes, welchem dieser kleine Beitrag zur Gallenkunde gewidmet ist, *Gynaikothrips devriesii Karny* genannt wurde, wird in der „Treubia", der von dem botanischen Garten herausgegebenen zoologischen Zeitschrift, veröffentlicht werden.

Mehrere Arten der Gattung Gynaikothrips sind schon bekannt, die meisten sind echte Gallenbildner, oder leben als Inquilinen in von anderen Thripsen gebildeten Cecidien. Die erwachsenen Tiere sind ziemlich gross und schon mit unbewaffnetem Auge leicht zu erkennen.

Im Anfang findet man die erwachsenen Thripse auf der Oberseite des Elatostema-Blattes an den Mücken-Gallen angeschmiegt oder sie kriechen zwischen diese Gallen und dringen mit ihrem Kopf zwischen die Auswüchse der Gallen hinein. Wie wir später entdeckten, tun sie dies nicht nur um Nahrung zu suchen, sondern auch um ihre Eier zwischen die Auswüchse abzusetzen.

Die Hauptfolge der Infektion ist, dass die Auswüchse sich anormal zu entwickeln beginnen. Dabei drehen und krümmen sie sich, sodass die Thripsgallen bizarre Formen

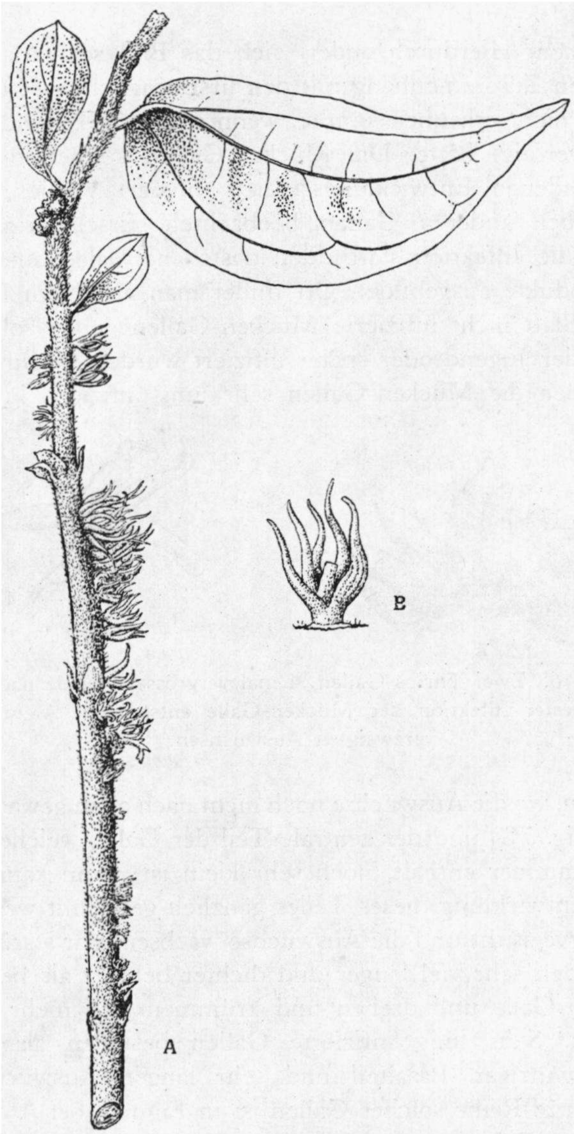


Fig. 5. A. Ein Stengel mit sehr jung infizierten Mücken-Gallen, die zu Thrips-Gallen ausgewachsen sind; nat. Grösse. B. Eine Thrips-Galle, 3 mal vergrössert.

annehmen. Hierdurch ändert sich das Bild so stark, dass man den Zusammenhang mit den ursprünglichen Mücken-Gallen nicht erkennen könnte, wenn man ihre Entwicklung nicht verfolgt hätte. Die Mücken-Gallen können in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien infiziert werden; eine auch bei anderen Gallen beobachtete Erscheinung. Je früher die Infektion stattfindet, desto anormaler sind die Endprodukte ausgebildet. Oft findet man an einem Elatostema-Blatt nicht infizierte Mücken-Gallen neben solchen, die in der Jugend oder später infiziert wurden (Figur 3C).

Werden die Mücken-Gallen sehr jung infiziert, in dem

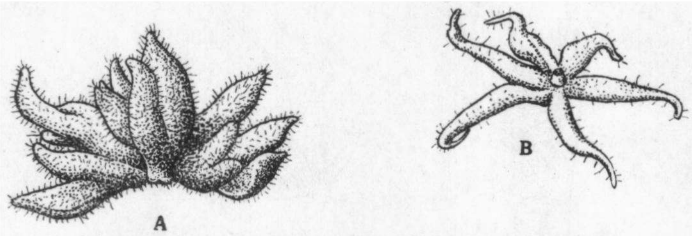


Fig. 6. Zwei Thrips-Gallen, 4 mal vergrössert; beide nach frühester Infektion der Mücken-Galle entstanden. A. mit verzweigten Auswüchsen.

Stadium, wo die Auswüchse noch nicht nach oben gewachsen sind (Fig. 7C) und der zentrale Teil der Galle, welcher die Gallenkammer enthält, noch sehr klein ist, dann kann die Weiterentwicklung dieses Teiles gänzlich gehemmt werden. Die Larve stirbt und die Auswüchse wachsen sehr stark aus, sie werden sehr viel länger und dichter behaart als bei der Mücken-Galle und drehen und krümmen sich mehr oder weniger. Sehr jung infizierte Gallen bestehen also aus einem winzigen Basalteil und sehr langen Auswüchsen. Eine ganze Reihe solcher Gallen ist in Figur 5 bei A abgebildet, bei B findet man eine dieser Gallen 3mal vergrössert. Auch in Figur 3A links und in Figur 3D links unten sind aus jung infizierten Mücken-Gallen entstandene Thrips-

Gallen dargestellt. Diese beiden Gallen sind in Figur 6 viermal vergrössert wiedergegeben. Bei der in 6B abgebildeten Galle ist der Basalteil fast nicht entwickelt, die Auswüchse haben sich flach ausgebreitet, wie die Arme eines Seesternes. Bei der in A abgebildeten Galle waren die Gewebe bei der Infektion noch so jung, dass die Auswüchse sich verzweigt haben und die ganze Thrips-Galle fast nur aus diesen Auswüchsen besteht. Häufig sehen die Gallen

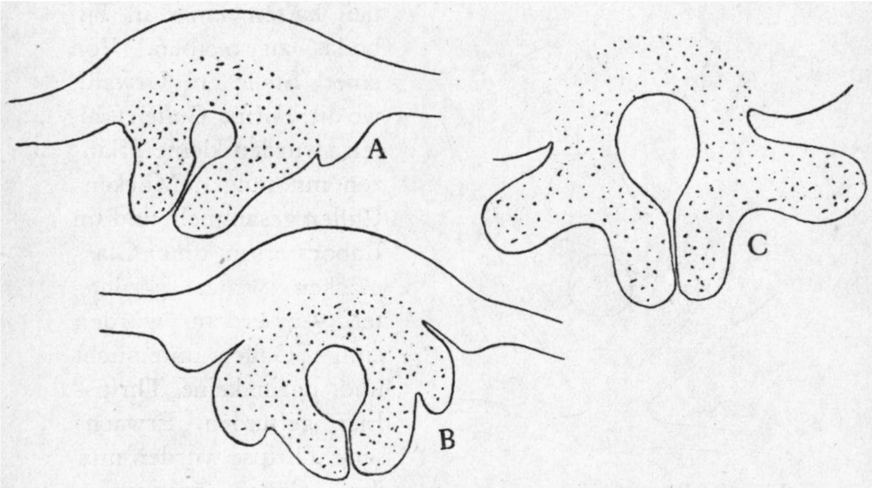


Fig. 7. A. Eine sehr junge Mücken-Galle. B. Ein etwas älteres Stadium. C. Noch älter, die Auswüchse sind noch horizontal ausgebreitet. A und B: Längsschnitte von Blatt-Gallen, C: Längsschnitt einer Stengel-Galle; 15 mal vergrössert.

so aus, wie die in Figur 1A abgebildeten Exemplare; sie fallen besonders stark durch ihre weisse Farbe auf, wodurch sie auf der dunklen Blattoberfläche förmlich aufleuchten. In Figur 4 findet man Abbildungen von Gallen, die aus später infizierten Mücken-Gallen hervorgegangen sind. Die Auswüchse sind viel dicker und haben sich mehr nach innen gekrümmt, wie die Finger einer geballten Faust. Figur 8 zeigt einen Längsschnitt einer jungen Mücken-

Galle, die zwei Thrips-Eier enthält, welche an der Innenseite der Auswüchse angeklebt sind.

Da mit den Tieren bequem zu hantieren ist, haben wir auch Infektionsversuche angestellt. Die Schwierigkeit ist aber, dass man, ohne die Gallen zu zerschneiden, nicht sehen kann, ob Thrips-Eier in dieselben abgesetzt worden sind oder nicht, und ausserdem konnten die Versuche nicht lange genug fortgesetzt worden, da wir keine Gelegenheit hatten, lange in Tjibodas zu bleiben. Von einer Stelle im Urwald, wo die Thrips-Gallen fehlten, wurden kleine Pflanzen mit jungen Mücken-Gallen gesammelt und im Laboratorium unter Glasglocken weiter gezüchtet. Ausserdem wurden einige Gallen untersucht und darin keine Thrips-Eier gefunden. Erwachsene Thripse wurden nun ihren Gallen entnommen und auf die unter Glocken gezüchteten Pflanzen überbracht. Die Tiere liefen auf den Blättern und den darauf sitzenden Mücken-Gallen umher, aber nur wenige siedelten sich darauf an. Wahrscheinlich waren diese die Weibchen, während die Männchen weggingen. Änderungen der Mücken-Gallen liessen sich nach wenigen Tagen noch nicht bemerken. Die Pflanzen sammt den Mücken-Gallen und Thripsen wurden mit nach Buitenzorg genommen und dort weiter gezüchtet. Nur an einem Blatte änderten sich (wenn auch nicht alle) Mücken-Gallen in Thrips-Gallen (Figur 2). In dem heissen

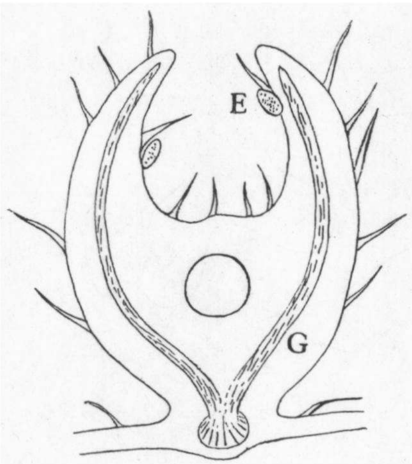


Fig. 8. Längsschnitt einer noch nicht erwachsenen Mücken-Galle mit zwei Thrips-Eiern bei E; G: Gefässbündel; 15 mal vergrössert.

Klima von Buitenzorg verwelkten die Gallen bald, sammt dem Blatt, worauf sie saszen.

Anatomisch zeigen sich einige Änderungen, die mit der Ernährung der Gallen-Tiere im Zusammenhang steht. Die Mücken-Larven leben im Innern der Galle und die Nährstoffe häufen sich darum meistens in den, die Gallenkammer begrenzenden Zellen an. Die Epidermis dient nur als Bedeckung der darunterliegenden Teile. Die Thripse entnehmen dagegen ihre Nahrung gerade aus den äusseren Zellen; die Epidermis der Thrips-Gallen zeigt denn auch die stärksten Änderungen. Während die Epidermiszellen der Mücken-Gallen mehr oder weniger isodiametrisch sind und keine oder nur wenige Stärkekörner enthalten, sind

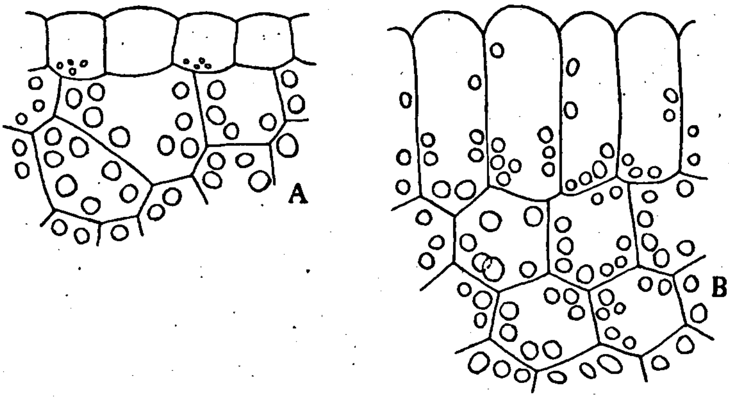


Fig. 9. A. Epidermis einer erwachsenen Mücken-Galle. B. Idem einer erwachsenen Thrips-Galle; St: Stärke.

dagegen die Epidermiszellen der Thrips-Gallen, zumal die Zellen der Innenseite, mehr pallisadenförmig geworden. Ausserdem enthalten sie sehr viel Stärke und der Protoplast ist oft stark getrübt. Zwischen diesen lebenden Epidermis-Zellen findet man oft tote oder absterbende, von den Tieren angestochene Zellen. Im Innern der Galle sind die Parenchymzellen nur wenig geändert. Die Auswüchse

der Thrips-Gallen sind ausserdem dicht mit langen, einzelligen, weissen Haaren bedeckt. In Figur 9A ist ein Teil eines Querschnittes einer Mücken-Galle und in B der einer Thrips-Galle abgebildet.

Dies ist der einzige uns bekannte Fall, dass eine Galle sich unter Einfluss eines zweiten Gallen-Tieres in eine andere Galle umwandelt. Es zeigt, dass die unter dem Einfluss des ersten Gallen-Tieres geänderten Zellen der Wirtspflanze zur weiteren Entwicklung befähigt sind, falls sie in geeigneter Weise dazu gereizt werden. Die Eigenschaften der Pflanzenzellen werden wohl unter Einfluss eines Gallenreizes in anderer Weise kombiniert, latente werden aktiv und andere werden in ihrer Entwicklung gehemmt. Aber auch die latent gewordenen Eigenschaften bleiben entwicklungsfähig, wenn sie nur von einem Reiz aktiviert werden.